и средней мозговой артерии исследованных нами хищных млекопитающих и человека (по данным литературы — Лунец, 1965) можно предположить, что гемодинамика мозгового кровообращения у человека будет подчиняться отмеченным закономерностям.

ЛИТЕРАТУРА

Клосовский Б. Н. Циркуляция крови в мозгу.— М.: Наука, 1951.— 280 с.
Лабадзе Т. С., Мчедлишвили Г. И. Исследование биомеханики стенок внутренних сонных артерий.— Тр. Риж. НИИ травматол. и ортопед., 1975, вып. 13, с. 146—149.
Лунец Е. Давление и скорость кровотока в сонных артериях. Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Минск, 1965.— 20 с.
Москаленко Ю. Е., Филановская Т. И. К вопросу об изменении пульсирующего кровотока в артериях основания черепа.— Физиол. журн., СССР, 1967, **53**, № 11, с. 1387—1392.
Москаленко Ю. Е., Филановская Т. И. Внутричерепная гемодинамика.— Л.: Наука, 1975.— 201 с.
Мчедлишвили Г. И., Ормоцадзе Л. Г., Лабадзе Т. С. Демпфирование колебаний артериального давления во внутренних сонных артериях.—Физиол. журн. СССР, 1977, **63**, № 9, с. 1302—1311.
Савицкий Н. Н. Некоторые методы исследования и функциональной оценки системы кровообращения.— Л.: Медгиз, 1956.— 325 с.
Хоматов В. Х. К сравнительной гистологии артерий чудесной сети основания головного мозга некоторых парнопалых млекопитающих.— Zool. Jb. Anat., 1977, **98**, с. 1—13.
Хоматов В. Х. К сравнительной гистологии артерий основания головного мозга некоторых млекопитающих.— Zool. Jb. Anat., 1978, **100**, с. 457—484.
Ayala G., Himwich W. Hemodynamics of circle of Willis in the dog.— Amer. J. Physiol., 1961, **201**, N 3, p. 443—447.
Baptista A. G. Studies of the arteries of the brain. Circle of Willis functional significance.— Acta neurol. Scand., 1966, **42**, N 2, p. 163—175.
Edelman N. H. Controle of cerebral blood flow in the goat; role of the carotid rete.— Amer. J. Physiol., 1972, **223**, N 3, p. 615—619.

Институт зоологии АН УССР,
Ворошиловградский пединститут,
Мелитопольский пединститут

Поступила в редакцию 19.III 1979 г.

УДК 595.422:541+591.461.1

И. А. Акимов, И. С. Старовир

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ КЛЕЩЕЙ *ACOTYLEDON ABSOLONI* SAMŠINAK, 1961 (ACARIFORMES, ACAROIDEA) ИЗ ТЕРМИТНИКОВ

Акароидными клещами освоены различные места обитания, в том числе и такие своеобразные, как гнезда общественных насекомых (Захваткин, 1941). В таких случаях непосредственными наблюдениями трудно установить, чем клещи питаются и как связаны с центральным компонентом такого местообитания — хозяином гнезда. Об этом приходится судить по косвенных данным — строению и функции органов пищеварительной системы. В данном отношении представляют интерес клещи *Acotyledon absoloni,* обитающие в термитниках (Samsinjak, 1961). Этот представитель трибы Acotyledonini, как и другие члены указанного таксона, в лабораторных условиях питается и размножается на весьма обычных для акароидей пищевых субстратах (корнеплоды, измельченное зерно и др.). С другой стороны, он способен использовать в пищу

практически все подходящие субстраты, в том числе и такие трудно перевариваемые, как хитин и целлюлоза (Акимов, Барабанова, 1976).

Мы изучали морфологию пищеварительной системы рассматриваемого вида, никем не исследованную ранее.

Материал и методика. Использовались клещи *A. absoloni,* из лабораторной культуры, любезно представленные нам А. Д. Петровой (кафедра энтомологии МГУ). Строение пищеварительной системы изучали на гистологических препаратах, а также на живых клещах и тотальных микропрепаратах. Для гистологического исследования брали молодых особей, которых фиксировали в растворах Буэна, Буэна — Аллена, Буэн—Дюбоск — Бразиль и Карнуа. Заливка проводилась в парафин с проводкой через метил-бензоат. Срезы толщиной 5—7 мкм, готовили в трех плоскостях — фронтальной, сагиттальной и трансверсальной, окрашивали железным гематоксилином

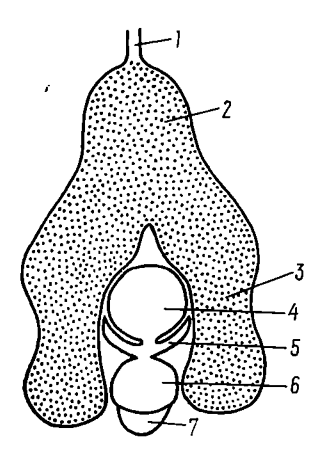


Рис. 1. Кишечник клеща *Acotyledon absoloni* (графическая реконструкция):

1 — пищевод; *2* — средняя кишка («желудок»); *3* — дивертикулы средней кишки; *4* — колон (толстая кишка); *5* — мальпигиевы сосуды; *6* — постколон; *7* — задняя кишка

Гейденгайна, гематоксилином Эрлиха с докраской цитоплазмы эозином (Роскин и др., 1957, Пирс, 1962).

Результаты. Общая схема строения кишечника клещей *A. absoloni* сходна с таковой других акароидей (Акимов, 1975). Кишечник делится на переднюю, среднюю и заднюю кишку (рис. 1). Передняя и задняя кишки имеют кутикулярную выстилку (интиму), благодаря которой можно установить границы между ними и средней кишкой. Передняя кишка состоит из глотки и пищевода. Средняя кишка состоит из «желудка» с боковыми выростами-дивертикулами, толстой кишки (колона) и постколона. Задняя кишка включает ректум.

Глотка начинается щелевидным ротовым отверстием и образована сильно хитинизированными пластинками. Ее просвет на поперечном срезе имеет характерную овальную форму. В месте перехода глотки в пищевод образуется своеобразный клапан. К хитиновым пластинкам глотки прикрепляются хорошо развитые пучки мышц-дилататоров (6 пар) и констрикторов (6 пар) (рис. 2, *1*). Сокращение этих мышц обеспечивает продвижение пищи в кишечник.

Пищевод (длина 62,6 мкм) представляет собой тонкую трубку, которая соединяет глотку с передней частью центрального отдела средней кишки. Внутренняя часть пищевода выстлана эпителиальным слоем и тонкой, нежной кутикулой (интимой). Базальная мембрана эпителиального слоя не выявлена. Эпителий состоит из одного слоя плоских клеток с большими овальными ядрами, интенсивно окрашенными. Клетки не имеют четких границ и о них можно судить лишь по ядрам, размеры которых 2,3—3,4 мкм. Снаружи пищевод оплетен тонкими кольцевыми мышцами. При впадении в среднюю кишку стенки пищевода вдаются в просвет, образуют своего рода клапан.

Средняя кишка включает прежде всего центральный отдел, так называемый «желудок», который представляет собой грушевидно расширяющийся от переднего конца мешок. Сзади «желудок» продолжается в виде слепых выростов-дивертикул (рис. 1). Форма «желудка» и его размеры в значительной мере зависят от степени его заполненности пи-

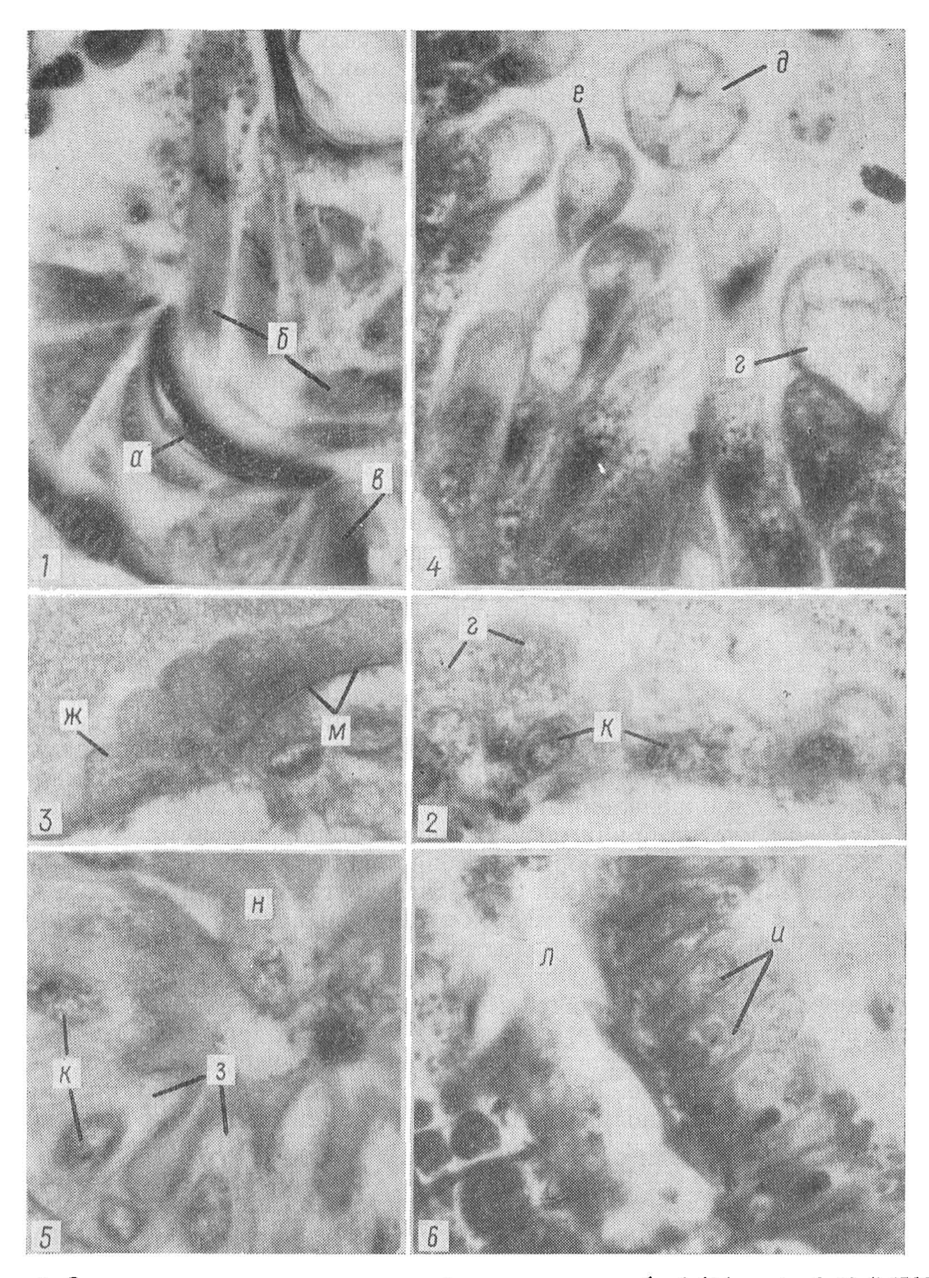


Рис. 2. Строение отделов пищеварительной системы клеща *Acotyledon absoloni* (×560): *1* — поперечный срез клеща через глотку; *2—3* — плоские и булавовидные клетки в «желудке»; *4* — колбовидные клетки в дивертикулах средней кишки; *5* — столбчатые клетки колона; *6* — пирамидальные клетки постколона; *а* — глотка; *б* — дилататоры глотки; *в* — латеральные мышцы глотки; *г* — колбовидные клетки; *д* — апикальные части колбовидных клеток; *е* — булавовидные клетки; *ж* — плоские клетки; *з* — столбчатые клетки колона; *и* — пирамидальные клетки постколона; *к* — ядра с ядрышками; *л* — мальпигиевы сосуды; *м* — базальная мембрана; *н* — микроворсинки.

щей, так как стенки кишечника способны значительно растягиваться и сокращаться. У клещей *A. absoloni* имеется одна пара задних дивертикул. Дистальные части задних дивертикул более расширены. Форма и размеры их также варьируют в зависимости от степени насыщения. Снаружи кишечник оплетен тонкой мышечной сетью продольных и по-

перечных мышечных волокон. Мышечная сеть кишечника обеспечивает перистальтические движения. Благодаря таким движениям пища в кишечнике перемешивается. Особыми движениями «желудка» формируется комок пищи, как это наблюдается у корневого клеща (Акимов, 1975). На внутренних стенках базальной мембраны средней кишки и дивертикул расположены эпителиальные клетки трех типов: плоские, булавовидные и колбовидные (рис. 2, *2*, *3*, *4*). Плоские эпителиальные клетки выстилают большую часть внутренней поверхности «желудка» и дивертикул. Они наиболее мелки (2,5—5,9 мкм высотой), с плотной, зернистой, с мелкими вакуолями, интенсивно окрашенной цитоплазмой. Ядра этих клеток небольшие (диаметр 2,5—3,4 мкм) овальные, с ядрышками, интенсивно окрашены (рис. 2, *2*, *3*). Расположенные по бокам от места вхождения пищевода в «желудок» и у входа в дивертикулы булавовидные эпителиальные клетки крупные. Высота их достигает 24,5—32,4 мкм. Апикальные и центральные части этих клеток расширены, заполнены слизью и равномерно окрашены. Цитоплазма их вакуолизирована мелкими вакуолями, в центре которых находятся мелкие, интенсивно окрашенные гранулы. Ядра таких клеток округлые, изредка овальные (диаметр 2,5—3,6 мкм), ацентричные, интенсивно окрашены (рис. 2, *4*). Колбовидные эпителиальные клетки, располагающиеся в дистальных (слепых) частях дивертикул, также относительно крупные. Высота их колеблется от 10,5 до 21,6 мкм. Цитоплазма плотная, слабо вакуолизированная в базальной части интенсивно окрашена. Ядра расположены в основном в центре клеток, овальные, интенсивно окрашены (рис. 2, *4*). Форма, величина и окраска плоских, булавовидных и колбовидных эпителиальных клеток в значительной мере зависит от их функционального состояния. Особенно это проявляется у колбовидных клеток, апикальные части которых в определенный период вздуваются в виде пузыря, в результате чего клетки принимают типичную колбовидную или булавовидную форму (рис. 2, *4*). Форма и величина вздувшейся части зависит также и от того, насколько клетки теснят друг друга. Апикальные части колбовидных эпителиальных клеток отшнуровываются в просвет кишечника после того, как вздутие достигает определенного состояния. При этом пузыревидная часть отшнуровывается от более плотной, интенсивно окрашенной базальной части клетки. У некоторых клеток апикальные части не отшнуровываются, а разрываются, и содержимое их пузыревидных частей поступает в просвет кишечника, где смешивается с частицами пищи и слизью. Таким образом, просвет кишечника оказывается заполненным пищевыми частицами, фрагментами отшнуровавшихся эпителиальных клеток и содержимым их вакуолей.

Следующий за «желудком» отдел средней кишки, так называемая толстая кишка или колон, резко отличается от него и по форме и по строению. Это шаровидный (диаметр 47,4 мкм) в заполненном состоянии отдел кишечника (рис. 1, *2*, *5*). Снаружи колон оплетен хорошо развитой мышечной сетью, которая обеспечивает перистальтические сокращения этого отдела. Внутренняя поверхность толстой кишки выстлана столбчатыми и кубическими эпителиальными клетками (рис. 2, *5*). Цитоплазма столбчатых эпителиальных клеток малозернистая с мелкими вакуолями, интенсивно и равномерно окрашена. Ядра с ядрышками (диаметр 1,2—2,0 мкм) округлые, ацентричны и интенсивно окрашены. Цитоплазма кубических эпителиальных клеток менее плотная, с мелкими вакуолями. Апикальные поверхности этих клеток покрыты небольшими микроворсинками. Особенно они заметны на клетках заднего сфинктера. Ядра небольшие (диаметр 1,5—3,0 мкм), овальные, изредка округлые, ацентричны. В вакуолях цитоплазмы расположены мелкие

темные гранулы. Апикальные поверхности столбчатых клеток срезанные. По форме они напоминают базальные части колбовидных клеток дивертикул после отторжения их пузыревидных частей. Пищевой комок в толстой кишке шаровидной формы и снаружи покрывается перитрофической мембраной, которая, как было показано ранее (Акимов, 1975), выделяется клетками «желудка» и колона.

Постколон имеет кувшинообразную форму (рис. 1, *2*, *6*) и отделен от толстой кишки сфинктером, а сзади переходит в следующий отдел — ректум. Снаружи постколон оплетен сетью мышечных волокон. Внутренняя часть постколона выстлана пирамидальными эпителиальными клетками с длинными микроворсинками, которые направлены внутрь просвета постколона и заполняют его. Длинные микроворсинки наблюдаются на апикальных поверхностях клеток дорсальных стенок постколона. По направлению к ректуму длина микроворсинок уменьшается. Цитоплазма этих клеток зернистая с мелкими вакуолями, интенсивно окрашена. Ядра с ядрышками небольшие (диаметр около 1,4 мкм) округлые, изредка овальные. Между крупными пирамидальными клетками расположены более мелкие, плоские эпителиальные клетки. Цитоплазма их малозернистая, равномерно окрашена. Ядра с ядрышками, слабо заметны, расположены в центре. По направлению к ректуму эпителиальные клетки постколона уменьшаются в размерах. На границе между колоном и постколоном впадают два коротких мальпигиевых сосуда (рис. 1, *2*, *6*). Стенки мальпигиевых сосудов выстланы эпителиальными клетками, апикальные поверхности которых покрыты длинными микроворсинками. Ядра с ядрышками овальные, изредка круглые, с интенсивной окраской. Строение клеток эпителия мальпигиевых сосудов аналогично строению клеток постколона.

Прямая кишка (ректум) представлена очень коротким отрезком кишечника, стенки которого покрыты интимой. В месте перехода постколона в прямую кишку эпителиальные клетки теряют микроворсинки. На месте микроворсинок появляется очень тонкая интима. Стенки прямой кишки постепенно переходят в клапаны анального отверстия. К стенкам ректума по бокам анального отверстия прикреплены два пучка хорошо развитых мышечных волокон, обеспечивающих открывание анальной щели.

У клещей *A. absoloni* обнаружены крупные латеральные «слюнные» железы, которые функционально связаны с пищеварительной системой.

Обсуждение. Сравнительный анализ данных по морфологии пищеварительной системы клещей *A. absoloni* и других изученных видов позволяет установить, что несмотря на отмеченную ранее (Акимов, Барабанова, 1976) специфичность рассматриваемого клеща, проявляющуюся в наличии у него достаточно активных целлюлаз и хитиназ, строение его пищеварительной системы сходно с другими акароидными клещами. При этом клетки эпителия «желудка» и дивертикул дифференцированы не только по форме и, вероятно, по функции, но и по своей локализации. Так, переваривающие (колбовидные) клетки с пузыровидными апикальными частями локализуются в основном в дистальных частях дивертикул на их латеральных стенках. Эти клетки встречаются в «желудке». Вероятно, они выполняют пищеварительную и секреторную функцию. Другой тип клеток — секреторные (плоские) находятся в «желудке», образуя самую значительную часть поверхности его стенок. На апикальных поверхностях этих клеток расположены микроворсинки, которые вместе со слизью кишечника адсорбируют на своей поверхности мелкие частицы пищи. Секреторные (булавовидные) клетки в основном локализованы у входа в дивертикулы перед сфинктером толстой

кишки. Вероятно, колбовидные, плоские и булавовидные секреторные клетки не только выделяют свой секрет в просвет кишечника, но и принимают активное участие в процессе внутриклеточного переваривания пищи, как это наблюдается у орибатоидных клещей (Dinsdale, 1974). Столбчатые клетки колона своими апикальными поверхностями примыкают вплотную к перитрофической мембране пищевого комка. Вероятно, отшнуровавшиеся апикальные части столбчатых клеток со слизью принимают участие в окончательном формировании перитрофической мембраны пищевого комка. Отмеченная ранее (Акимов, Барабанова, 1976) способность этих клещей расщеплять целлюлозу и хитин представляет особый интерес, поскольку вид *A. absoloni* обитает в гнездах термитов — насекомых, питающихся древесиной с помощью внутрикишечных симбионтов. У акароидных клещей *Histiogaster carpio* (Kram.) в просвете дивертикул и внутри клеток кишечного эпителия были обнаружены бактерии (Baker, 1975). У близкого к нему вида *H. bacchus* Zachv. обнаружена весьма активная целлюлаза (Акимов, Барабанова, 1978). В большом количестве бактерии были обнаружены и в кишечнике орибатоидного клеща *Phthiracarus* (Dinsdale, 1974). Во всех случаях, когда такие бактерии были обнаружены (Dinsdale, 1974, Baker, 1975), не были выявлены какие-либо специфические структуры кишечника, обеспечивающие размножение бактерий или же задержку пищи для более успешного ферментативного гидролиза целлюлозы. Поэтому вопрос о роли бактерий в расщеплении целлюлозы и хитина клещами *A. absoloni* требует дальнейшего изучения.

Таким образом, адаптация пищеварительной системы клеща *A. absoloni* к специфическим условиям трофики в своеобразной экологической нише — термитнике осуществляется прежде всего на наиболее лабильном уровне — биохимическом (Акимов, 1976; Акимов, Барабанова, 1976) и не затрагивает морфологию кишечника и отделов.

ЛИТЕРАТУРА

Акимов И. А. Строение пищеварительной системы корневого клеща Rhizoglypus echinopus (Fumouze et Robin) (Acariformes, Acaroidea).— Вести. зоол., 1975, № 3, с. 66—72.

Акимов И. А. Морфо-функциональные основы адаптаций и эволюции пищеварительной системы акароидных клещей: Тез. док. III Всесоюз. совещ. по теор. и прикл. акарологии. Ташкент.: 1976, с. 11—13.

Акимов И. А., Барабанова В. В. Некоторые особенности питания клещей Cosmoglyphus absoloni Samsinak, 1961 и Coleochaeta moliter Volgin et Akimov.— ДАН УССР, 1976, № 7, с. 643—646.

Акимов И. А., Барабанова В. В. Влияние особенностей питания акароидных клещей на активность их некоторых пищеварительных ферментов. — Экология, 1978, № 1, с. 643—644.

Захваткин А. А. Тироглифоидные клещи (Tyroglyphoidea) — М. ; Л. : Наука. 1941, с. 28 (Фауна СССР, Паукообразные, Т. 6, Вып. 2).

Пирс Э. Гистология.— М. : Изд-во иностр. лит., 1962.— 944 с.

Роскин Г. И., Левенсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М. : Сов. наука.— 447 с.

Baker R. The structure and function of the alimentary canalae in Histiogaster carpio (Kramer, 1881). Acari, Sarcoptiformes.— Acarologia, 1975, 17, fasc, 1, p. 126.

Dinsdale D. The digestive activity of a phthiracarid mite mesenteron.— J. Insect. Physiol., 1974, 20, 11, p. 2247—2260.

Samsinak K. Die Termitophilen Acari aus China.— Cas. Cesk. Spol. Ent., 1961, 58, 2, p. 193—207.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
20.I 1978 г.